園藝作物育種講習會專刊 29～39(1990)

園藝作物抗病育種之理論及實際

蕭 吉 雄
台灣省農業試驗所園藝系

前 言

台灣屬高溫多濕的氣候，一年四季雖適合作物生長，惟病原菌及媒介昆蟲亦容易繁衍滋生，因此作物病害的發生相當普遍，常見的重要蔬菜病害如茄科之毒素病、晚疫病、青枯病、根瘤線蟲病、萎凋病及細菌性斑點病；十字花科蘿蔔的毒素病、黃葉病及軟腐病，芥菜的毒素病，甘藍類的黑腐病、軟腐病、黑斑病、露菌病、黑脚病、根瘤病，結球白菜的軟腐病、露菌病及根瘤病；瓜類的毒素病、白粉病、蔓枯病、蔓割病、露菌病、疫病、炭疽病、根瘤線蟲病；豆科豌豆之白粉病、根腐及萎凋病，豇豆之毒素病，菜豆之銹病，蔥之銹病，大蒜之毒素病，果樹如木瓜毒素病、疫病，百香果毒素病及裾腐病，柑桔類之立枯病。由眞菌引起的葉部病害尙可用藥劑來防治，但藥劑使用過多或不當，不僅容易引起環境污染，且可影響農藥使用者或蔬菜消費者之健康，也增加生產成本。一些土壤傳播性之眞菌性病害如番茄萎凋病，十字花科根瘤病、根瘤線蟲病及細菌性病害如番茄青枯病等，以藥劑防治效果極爲有限，而毒素病更無藥可救。因此如果栽培抗病品種，農民不但不需付出防治費用，而且是最安全有效的防治措施，因此作物育種不但要求質量的提高外，對病蟲害的抵抗性育種也極爲重視。

作物之抗病性(disease resistance)是植物的一種可以遺傳的特性，此種性狀有減少植物被病原侵入而發病的能力。抗病性和感病性(susceptibility)是相對的，僅是程度上的差別，有極抗、中抗、弱抗或極感、中感、弱感之分。抗病性和免疫性(immunity)有極大的不同，免疫性是指植物有完全不受某種病原侵入而發病的能力，是絕對的，有時極抗病會被誤認爲是免疫，但若經過更詳細的檢視植物細胞的反應或作物抗性機制的研究，則會發現具有相當的差異。

作物抗病育種的歷史背景及成就

作物抗病育種究竟從何時開始並無詳細資料可查。大抵在一萬年前，人類開始進行作物馴化之同時，亦開始了抗病性的選拔。紀元前371～286年已記載栽培作物對病害有不同的反應。19世紀前葉英國的植物育種學家已注意到小麥黃銹病及白粉病之抵抗性。在1851年已經有馬鈴薯之抗晚疫病育種計畫，並受到達爾文的支持。1878年在法國，對葡萄露菌病抗病育種已有相當進展。除了上述幾個例子外，以育種方法來控治病害的例子尙少。

在1900年以前，抗病性不被認爲是一種穩定而足以用來控制病害的方法。例如在英國小麥抗黃銹病的品種在澳洲及印度並不呈抗病性。這對育種家是一種打擊，以致沒有將抗病育種計畫擴

大。在當時還沒有病原菌對抗病品種具有致病性(virulent)或無致病性 (avirulent)生理小種觀念。

到了1900年左右，有一系列抗病遺傳及育種成功的例子。英國劍橋研究人員最先證明抗病性是可以遺傳的性狀。1905年有人發表小麥抗黃銹病品種雜交的結果，在F_2及F_3很清楚證實抗病性為隱性的基因所控制。美國有一些人研究對土壤傳播性病害萎凋病的控制並且相當成功，包括西瓜、亞麻、番茄、甘藍、棉花及豇豆等作物之抗萎凋病。這些產業原先受到萎凋病的威脅，最後因育成了抗病品種而挽回。其他如甜菜之捲頂病及苜蓿之南方炭疽病抗病育種亦屬少數幾個成功的例子。當時，其他抗病育種計畫尚沒有很成功，惟因抗萎凋病育種成功的例子才進一步刺激了其他作物的育種工作的進行。

抗病材料來源

尋求抗病材料為抗病育種的首要步驟，有了抗病材料才有可能進行抗病育種。抗病來源一般應先從地方栽培品種著手去尋找，因為地方栽培品種比較沒有適應性的困難，需要改良的性狀也比較少，其次，再由國外引進抗病的栽培品種或育種品系。由國外引進之抗病材料引入後不一定就呈抗病性，其中病原菌的生理小種(physiological race)及病毒的 Strain 等問題必要加以考慮，引進之抗病材料必須再作抗病性檢定。在栽培種中沒發現抗病材料時，才從野生種或近緣種中去尋找。野生種或近緣種中所獲得之抗病性成功轉移的例子很多，但在利用時則有一些限制，譬如需克服種間雜交不親和或後代不稔性的問題。在轉移抗病性時往往也有可能從野生種和近緣種引入一些不需要但和抗病性有連鎖的性狀。另外從野生或近緣種轉移來的抗病性屬於過敏性(hypersensitivity) 機制的例子很多，這種抗病性多由一對或少數幾對基因所控制，容易產生抗病生理小種，而導致抗病性消失， 換言之，這種抗病性較不具持久性，馬鈴薯抗晚疫病 R 基因的利用上已經有此種情形發生。上述的材料都找不到抗病種源時，最後才利用人工誘變的方法產生抗病基因，這種例子也有。

目前聯合國糧農組織所屬各國際農業機構及歐、美、日等國對於作物種源的蒐集及保存均很重視，育種家可以從下列種源庫得到所需之作物種源。

1.International Center for Tropical Agriculture (CIAT)
主要收集菜豆屬作物
地址：Cali, Colombia

2.International Institute of Tropical Agriculture (IITA)
主要收集豇豆屬、甘藷及山葯等作物
地址：Ibodan, Nigeria

3.International Potato Center (CIP)
收集馬鈴薯
地址：Lima, Peru

4.Asian Vegetable Research and Development Center (AVRDC)
主要收集番茄、結球白菜、番椒屬等作物
地址：台灣省台南縣善化鎮，亞洲蔬菜研究發展中心

5.N. I. Vavilou All Union Institute of Plant Industry (VIR)
收集各類作物種源
地址：Herzen Street 44, 190000 Leningrad, Union of Soviet Socialist Republics.
(蘇聯)

6.National Vegetable Research Station (NVRS)
主要收集十字花科、傘形花科、蔥科等蔬菜
地址：Wellesbourne, Warwick CV35 9EF, U. K.

7.National Seed Storage Laboratory (NSSL)
收集各種作物種源
地址：USDA, Colorado State University, Fort Collins, Colorado 80523

8.Seed Storage Laboratory, National Institute of Agricultural Science, MAFF.
收集各種作物種源
地址：Ibaragi Prefecture, Japan.

接種方法及抗病性檢定

接種方法和病原菌的種類、傳播方式及侵入植物體的途徑等均有很密切的關係。病毒或類病毒 (MLO)通常經由植物傷口，細菌則由植物自然開口如氣孔、水孔、皮孔及傷口進入，眞菌通常可以分泌酵素直接經由表皮細胞入侵。眞菌一般以分生孢子或菌絲配成懸浮液爲接種源，以噴槍噴霧或澆灌懸浮液或拌種接種，細菌以注射、動力噴槍、針刺、剪葉、斷根、澆灌懸浮液、拌種等來接種。機械傳播之病毒，被篩選之植株先均勻灑金鋼砂或 celite 於葉片上，再用棉花球沾病毒接種液擦拭或將celite與病毒接種液混合，以動力噴霧器接種，由媒介昆蟲傳播之病毒的接種方法，需先以人工飼養淸潔不帶毒的昆蟲獲毒，再用已帶毒的媒介昆蟲作爲接種源。以一定數量帶毒的媒介昆蟲放養在欲測試的植株上。一般土壤傳播性的眞菌、細菌或線蟲則可利用病圃來接種。環境條件如溫度、濕度、光線強弱及植株生理狀態，等都會影響接種成功與否，應該注意每一病害的理想發病環境，一般而言高溫高濕有助於細菌性病害的發生。

鑑定抗病性的強弱，通常在田間、溫室及實驗室來進行，其中尤以田間檢定 (自然感染或利用人工病圃) 及溫室檢定最爲實際。田間檢定時，病原之傳播方式及發病過程最爲自然，結果相當可靠，惟利用田間自然感染時要瞭解所檢定的病害在什麼地區、什麼時期最容易發生，必需加以掌握。其缺點是環境無法控制，不能預測該病害是否會在該地區或該年發生。溫室檢定在比較能夠掌握的環境下，可以利用幼苗大量而快速的進行篩選，以幼苗來作抗病篩選時可能把具有田間抗病性(field resistance)的遺傳基因淘汰爲其主要缺點。並且幼苗的抗病性與成株抗病性是否有相關，也是需要加以考慮。實驗室檢定是把病原菌接種到植物體的某些部位如葉片或果實上，或利用病原所產生之毒素作爲接種源，接種到組織培養材料中。在進行抗病檢定時應以抗病及感病品種或材料作爲對照。

在行抗病性篩選時要選用品質好、新鮮的接種源，所用接種源的濃度要能很恰當的分別抗病或感病性。另外，病原細菌經一段時間人工培養，容易發生變異，如番茄青枯病菌在 TC 培養基下培養，原來有致病力的菌株會突變產生紅色沒有致病力的菌落，這一點也必需特別注意，所以

應挑選具有致病力菌株作為接種源。此外要篩選的育種材料必須保持在良好的生理狀態，避免抗病性的表現受到其他不必要的干擾。

抗病性之分級標準，視病害的種類而異，有以病斑的數目、被害面積、病徵型態、發病株數(死亡株數)或發病的快慢等作為抗病或感病的依據。通常各種病害均各有不同的分級方法，國外若已有訂定的標準，應可以採用。

抗病性遺傳

作物抗病性一般由細胞核之遺傳因子所控制者較多，由細胞質控制之例子極少。瞭解作物的抗病性遺傳，如顯隱性或由多少對遺傳因子控制以及由細胞核或細胞質所控制等等，有助於育種計畫的擬定，如何選擇父母本，需種植多少株才能獲得抗病的後代及其出現的機率如何，以及抗病親本利用的方式。

抗病性通常由一對或少數對主效基因(major gene)控制者多屬於直式抗病性(vertical resistance)，而微效基因 (polygene) 所控制者多為橫式抗病性(horizontal resistance)，但並非全然如此。直式抗病性對病原菌的不同生理小種會有不同之抗性，橫式抗病性則較不受病原菌生理小種的影響，也即這種抗病性對所有的生理小種均呈抗病性(圖 1)。由一對或少數對遺傳基因所控制的抗病性比較容易在分離世代如F_2，分辨出抗病株與感病株，因此容易加以選拔，一般育種家比較喜歡利用。惟此種由一對或少數對基因控制之抗病性，一般而言較不能持久。而由微效基因所控制的抗病性，其抗病或感病是一種連續性的差異，兩者比較不容易區別並加選拔，微效基因控制的抗病性，容易受到環境的影響，且每一微效基因的抗病效果較小，必需累積較多的微效基因才能表現較顯著的抗病效果，但其抗病性較能持久。直式抗病性與橫式抗病性請參考表1。

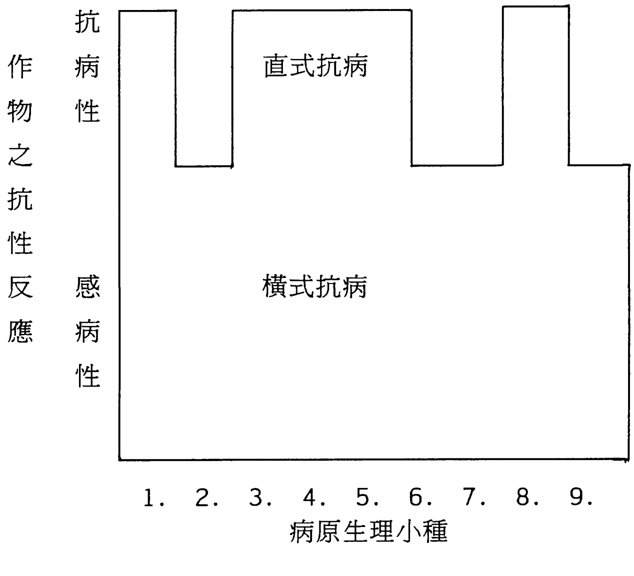


圖1. 直式 (Vertical)及橫式(Horizontal)的抗病性。
橫式抗病性對所有的生理小種具有抗病，直式則只對1. 2. 3. 4. 5.及8.等生理小種有抗性。

表1. 直式抗病性(vertical resistance)與橫式抗病性(horizontal resistance)之差異

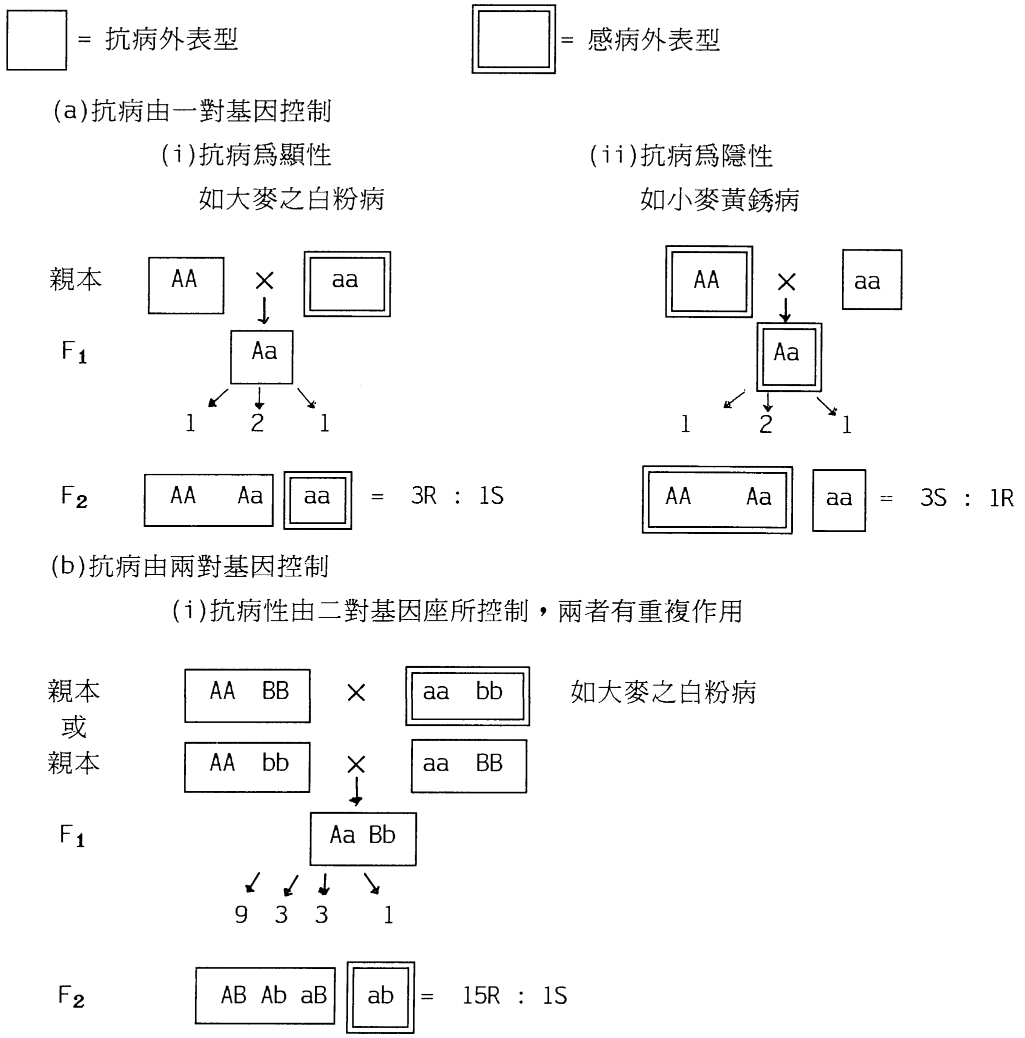
	直 式 抗 性	橫 式 抗 性
基因控制	由少數對效應較大的基因所控制，大部分符合基因對基因理論。	通常由微效基因所控制，具基因累加效果。
抗性表現	一般抗感病呈不連續變異，差別明顯。	抗感性呈連續性變異，差別不明顯。
抗性機制	通常呈過敏性反應。	減少病原侵入，阻礙病原生長，發育及繁殖。
對流行病的影響	減少原始接種源，延遲流行病開始發病時間。	降低病害發生的程度及速度。
抗性效果	抗病程度高，抗病完全但僅抗某種生理小種。	抗病程度較低，但對所有的病原生理小種均有抗性。
抗性發生時間	通常抗性發生在苗期或整個生長期，亦可能只在成株發生。	只在成株時有抗性。
對病原的影響	病原會改變，容易產生新的生理小種。	病原不會改變，不易產生新的生理小種。
持久性	抗性容易失去，抗性不持久。	不易失去抗性，抗性較持久。
穩定性	抗性較不受環境影響。	抗性易受環境影響。
抗性導入	抗性判別及導入均容易。	較不易。
類似同義字	race specific, major gene, specific, seedling, transient, complete, differential, qualitative	non-race-specific, polygene general, adult or field resistance, partial, durable, permanent, uniform, quantitative

具有一對或少數對顯性基因控制的抗病材料為一代雜交種的親本時，F_1亦具有抗病性，此點在一代雜交種的利用上甚具意義。由一對抗病因子所控制的例子如菜豆抗炭疽病、銹病，胡瓜抗炭疽病，西瓜抗炭疽病，甜瓜抗白粉病，南瓜抗白粉病，西瓜抗蔓割病，結球白菜抗根腐病，豌豆抗白粉病，番茄抗萎凋病，番茄抗線蟲，番茄抗 TMV，番茄抗葉黴病，番茄抗晚疫病等，馬鈴薯抗 PVX，甜椒抗細菌性斑點病、TMV 和根瘤線蟲。多因子控制的例子如胡瓜抗炭疽病，胡瓜抗露菌病，西瓜抗蔓割病，番茄抗青枯病，番茄抗晚疫病，番茄抗瘡痂病，馬鈴薯抗 PVY及捲葉毒素病等。惟所用之抗病材料不同時，其抗病遺傳也可能不同。

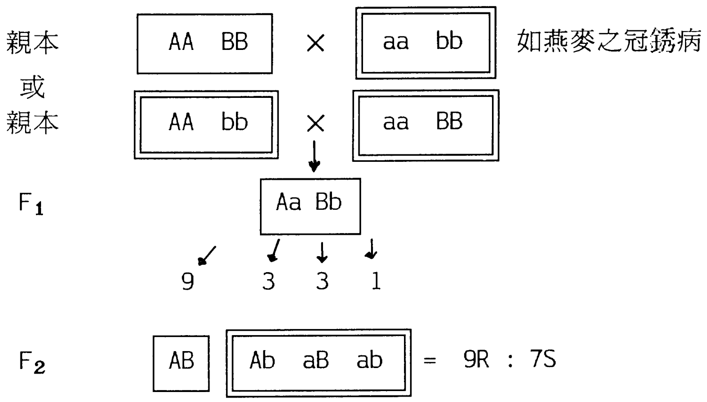
1.基因間的交互反應：對立基因(alleles) 間有顯性、隱性或不完全顯性之分，另外不同基因座之間亦有顯隱性即上位性 (epistasis)、連鎖 (linkage)、互補 (complementary)、重複(duplicate)及修飾 (modify)，有累加、抑制、促進及遮蓋等作用，在研究抗病性遺傳時亦應注意，請參見圖2。

2.基因對基因理論(gene-for-gene concept)：Flor (1942)在研究亞麻品種與銹病的關係，指出若有一對控制寄主植物抗病或感病性的基因存在，那麼，對應的亦有一對控制病原有無病原性的基因，此一觀念可利用來判別不同病原生理小種及寄主植物是否帶有不同抗病基因型。寄主是否具有抗病性決定於它與病原之間的相互反應，若反應是不親和性(incompatibility)，寄主植物即具抗病性。此一特殊確認 (recognization)能力取決於寄主與病原間的顯性因子並且決定不親和性反應的基因組合對所有其他親和性反應的基因組合都呈上位性(epistasis)，請參見表2 。

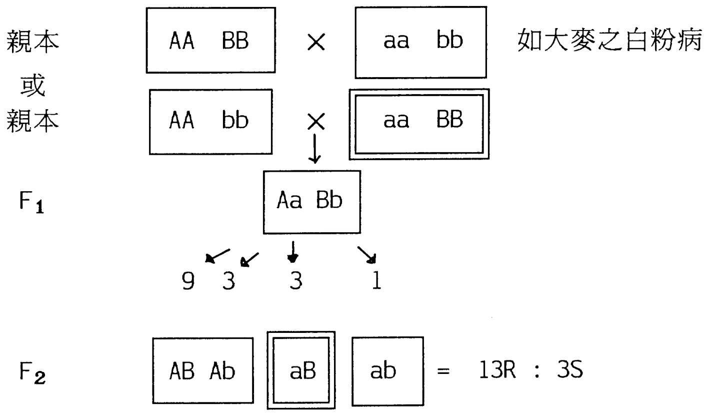
圖2. 一些不同的簡單遺傳比例的抗病例子



(ii)二對顯性抗病基因座具有互補作用



(iii)抗性在A基因座爲顯性而在B基因座爲隱性，兩者具重複作用



2. 基因對基因理論(The gene-for-gene concept)

A.寄主植物有一對抗感性基因且病原具一對致病性基因

寄主植物有一對抗感性基因

病原之基因		R	r
	A	A-R 抗病性	A-r 罹病性
	a	a-R 罹病性	a-r 罹病性

B.寄主植物與病原各具有二對對應的不同基因座(Loci)相互作用所產生的病害反應

病原基因	寄主基因	抗感性反應
A_1 A_2	R_1 R_2	抗病
A_1 A_2	R_1 r_2	抗病
A_1 A_2	r_1 R_2	抗病
A_1 A_2	r_1 r_2	感病
A_1 a_2	R_1 R_2	抗病
A_1 a_2	R_1 r_2	抗病
A_1 a_2	r_1 R_2	感病
A_1 a_2	r_1 r_2	感病
a_1 A_2	R_1 R_2	抗病
a_1 A_2	R_1 r_2	感病
a_1 A_2	r_1 R_2	抗病
a_1 A_2	r_1 r_2	感病
a_1 a_2	R_1 R_2	感病
a_1 a_2	R_1 r_2	感病
a_1 a_2	r_1 R_2	感病
a_1 a_2	r_1 r_2	感病

抗病性種類及抗病機制

一、抗病性種類

廣義的抗病性可分成三類：(一)避病性 (disease escape)， 即植物能夠逃避病原的感染，(二)耐病性(tolerance)，植物對病原的感病性一如罹病品種，惟其恢復及再生能力較強或產量不受影響，(三)眞正的抗病性(disease resistance)，亦即植物在病原侵入後阻止其建立據點，抑制其在植株上生長或對其繁殖及散佈有妨礙作用，見圖 3。

圖 3. 植物對眞菌產生的三種抗病類型及抗性機制

抗病性

- 避病性(寄主植物有逃避病原菌侵入的能力)
- 眞抗病性(對病原菌的侵入過程、生長、發育、繁殖能力產生不良影響)
  - 病原菌入侵前植物體內已存在之抵抗機制（有機械的及生理的）
  - 病原菌入侵後植物所產生的抗性機制（有機械的及生理的反應）
- 耐病性(寄主植物被病原菌侵入而發病，但產量及品質不受影響)

二、抗病機制

植物體本身對病原具有抵抗的能力，基本上源自於(1)形態或構造上的防禦能力，如植物表皮細胞的蠟質或角質含量較多，葉片上氣孔的數目、排列方式、或開閉時間，葉片上的絨毛的多寡長短、絨毛的分泌物、葉片的排列、角度等等， (2)化學的防禦能力，例如植物體的營養成分不符合病原需要、細胞滲透壓較高，產生木質、酚類化合物或其他抗生物質等等對病原菌的生長、發育及繁殖有不良的影響。植物的防禦能力有些是天生具來的，有些是在病原入侵後，植物才產生的反應。當病原入侵後，植物迅速產生一種防禦措施，使入侵部位的細胞或組織很快死亡，病原無法獲得營養或植物本身分泌有毒物質而殺死侵入之病原，這種反應稱爲過敏性反應(hyper sensitivity)。

抗病機制可以嚴格劃分成兩個階段(一)抵抗入侵 (resistance to infection)，如寄主表現過敏性，以限制病原侵入。另外，抵抗媒介昆蟲傳播病毒也是一種抵抗毒素病入侵很重要的機制。(二)在病原入侵後，寄主對病原生長及繁殖的抵抗(resistance to subsequent colonization and reproduction)，如抑制病原生長的速度，或細菌和病毒在植物體內之運送速度，延遲眞菌產孢時間，或減少產孢量，抑制細菌及病毒的增殖等反應。

寄主植物在病原侵入後產生一些對病原菌有毒性的代謝產物或抗生物質，稱爲Phytoalexins，包括有茄科植物產生的 Lectins、Tomatine、Solanine，豆科的 Pisatin、Phaseollin，十字花科的 Raphanin，旋花科及繖形花科的 Chlorogenic acid等。其他的化合物質尚有 Tannins，Chaconie，Solasidine，Pipecolic acid，Capsidiol，Isoflvonone，Flavonoids，Terpenes，Coumarin，Eugenol，L-Pinene，Quencetin，Thymol，Vanillin，Catechol，Singrin，Gossypol，Juglone 及 Phorizidin 等。

抗病育種方法

抗病育種和一般育種方法並無差異，惟一般性育種目標比較單純，育種人員從事抗病育種時，則必需考慮到植物和病原間的相互反應。育種人員從事抗病育種時需對病原的種類、生態、生活史、接種方法、病徵、遺傳變異特性等有某種程度的瞭解，將有助抗病育種的執行，因此育種人員除需有作物病理的訓練外，若能與病理人員合作或獲得他們的協助，共同進行篩選及檢定等工作，對抗病品種育成將有很大的幫助。

由一對或少數對基因控制的抗病性，最常用的育種方法是回交或雜交。回交育種方法視轉移之抗病性爲顯性或隱性而有不同，雜交育種則視作物的種類究竟爲自交作物或異交作物或無性繁殖作物來決定後代的選拔方式及選拔時期。自交作物通常用譜系法 (pedigree method)較多。而由微效因子所控制的抗病性的導入，宜利用輪迴選種 (recurrent selection)的方法，經過幾次的循環選拔，將抗病基因逐漸集中於一體。爲適應實際的需要，進行抗病育種時，應將不同之抗病主效基因或主效基因和微效基因累積在同一品種中，以避免抗病品種容易失去抗病性。將來抗病育種應考慮逐漸進行抗多種病害的育種，並且在接種病原時應考慮混合不同的生理小種或菌株作爲接種源，或檢定特定病毒的不同 Strains 或在不同地區進行抗病篩選， 避免選育對特定生理小種或病毒 Strain 的抗病品種，以延長抗病品種的利用年限。

在從事抗病育種時，爲了延長抗病品種的應用年限，有一些育種策略已廣被討論或採用。

1.混合多品系品種 (multiline)：是將園藝性狀相同但各具有不同抗病基因的不同品系品種，混合種在一起。

2.基因累積 (gene pyramiding)：是將不同的直式抗病主效基因累積在同一品種上，以避免抗病性被病原新的生理小種所克服。

3.基因展佈 (gene deployment)：即將不同的抗病基因分別佈置在不同地區，以對付需要長途跨越及需在溫暖地區越冬的病原。

4.組合直式及橫式抗病性 (combination of vertical and horizontal resistance)將橫式抗病基因與不同的直式抗病基因組合在一個品種。

參 考 文 獻

1.Nelson, R. R. 1973. Breeding plants for disease resistance. Penn. State Univ. Press, University Park, Penn. U.S.A.

2.Van Der Plank, J. E. 1968.Disease resistance in plants. Acad. Press. N. Y. U.S.A.

3.Day, P. R. 1974. Genetics of host-parasite interaction. W. H. Freeman and Comp. San Francisco, U.S.A.

4.Russel, G. E. 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworths, London, U. K.

5.Hooker, A. L. and K. M. S. Saxena 1971. Genetics of disease resistance in plants. Ann. Rev. of Genetics Vol 5:407-424.

6.Harris, M. K. 1980. Biology and breeding for resistance. Texas A & M University, Univ. Park, Texas, U.S.A.

7.Kiraly, Z. (ed.) 1974. Methods in plant pathology. Elsevier Scientific Publishing Comp., N. Y. U.S.A.

8.Fry, W. E. 1982. Principles of plant disease management. Chap. 10: Plant resistance; Chap. 11: Use of plant resistance.

9.Moore, J. N. and J. Janick. 1983. Methods in fruit breeding. Chap. 13: Disease resistance, Purdue University Press, West Lafayette, Indiana, U.S.A.

10.Flor, H. H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. Ann. Rev. Phytopath. 9:275-296.

11.Parlevliet, J. E. 1981. Disease resistance in plants and its consequence for plant breeding. In Plant Breeding II. (Frey, K. J. ed.) 309-364, Iowa State U. Press, Iowa, U.S.A.

12.Walker, J. C. 1966. The role of pest resistance in new varieties. In: Plant breeding (Frey, K. J. ed.) 219-242, Iowa State U. Press, Iowa, U.S.A.

13.Flor, H. H. 1947. Inheritance of reaction to rust in flax. J. Agri. Resc. 74:241-262.

14.Simons, M. D. 1972. Polygenic resistance to plant disease and its use in breeding

resistant cultivars. J. Environ. Quality 1(3):232-240.

15.Fraser, R. S. 1985. Mechanisms of resistance to plant diseases. Martinus Nijhoff/ DR W. Junk Publisher. Boston. U.S.A.

16.Bassett, M. J. 1986. Breeding vegetable crops. The AVI Publishing Company, INC. Westport, Connecticut. U.S.A.

17.Watts, L. 1980. Flower and vegetable plant breeding. Grower Books. London.

18.Gregory Shaner. 1981. Genetic resistance for control of plant disease D. Pimentel (edited), In: CRC Handbook of Pest Management in Agriculture. Vol. 1 P. 395-444. CRS Press, INC.

19.James V. Groth & W. R. Bushnell. 1989 (3th edition) Genetic basis of biohemical mechanisms of plant disease. APS Press. St. Paul, Minnesota.

20.IRRI 1982. Evolution of the gene rotation concept for rice blast control—A compilation of 10 research papers. IRRI, Los Banos, Philippines.

21.Hayes J. D. and T. D. Johenston. 1971. Breeding for disease resistance. In:J. H. Westtern (edited) Chapt. 6. Macmillon, N. Y.

22.Veech J. A. 1981. Plant resistance to nematodes. In: B. M. Zuckerman & R. A. Rohde (edited) plant parasitic nematodes. Vol. III. Chapt. 15. Academin Press, N. Y.

23.Dhingra, O. D. and J. B. Sinclair. 1985. Basic plant pathology methods. Chapt. 5. Establishment of disease and testing for resistance. CRS Press, Inc., Boca Paton, Florida.

24.Walker, J. C. 1941. Disease resistance in the vegetable crops I. Bot. Rev. 7: 458-506.

25.Walker, J. C. 1965. Disease resistance in the vegetable crops II. Bot. Rev. 19: 606-643.

26.Walker, J. C. 1965. Disease resistance in the vegetable crops III. Bot. Rev. 31: 331-380.

27.Dr. Kalloo, 1988. Vegetable Breeding Vol. II. Chapt 1. Disease resistance in vegetable crops. CRS Press, Inc, Boca Raton, Florida.

28.Nelson, R. R. 1984. Strategy of breeding for disease resistance. In. Vose, P.B. & S. G. Blixt. Crop breeding, Chapt 2. Pergamon Press.

29.Nelson, R. R. 1972. Stabilizing racial populations of plant pathogens by use of resistance genes. J. Environ Quality, 1(3):220-231.

30.Curtis W. Roane. 1973. Trends in breeding for disease resistance in Crops. Ann. Rev. Phytopath. 11:463-485.

31.Holmes, F. O. 1954. Inheritance of resistance to viral diseases in plants. Advance in Virus Research 2:1-30.

32.Bell, A. A. 1981. Biochemical mechanisms of disease resistance. Ann. Rev. Pl. Physiol. 32:21-81.